

M.D. 2.

Unidad Temática 2: Fisiología Vegetal

correspondiente al Programa del Plan de Estudios 1986

El presente texto didáctico contiene material original y compilación de varios autores, citados como bibliografía consultada al final del texto, y se ajusta a los contenidos de la unidad temática N° 2 del programa del Plan de estudios 1986.

Oro Verde, Paraná, Febrero de 2005

Ing. Agr. *Victor H. Lallana*, Prof. Titular Ord.
Ing. Agr. María del C. Lallana, Jefe Trabajos Prácticos
Ing. Agr. Cristina E. Billard, Jefe Trabajos Prácticos
Cátedra de FISILOGIA VEGETAL
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Universidad Nacional de Entre Ríos

Contenido:

1. La célula Vegetal
 - 1.1. Pared celular
 - 1.1.1. Constitución y Estructura
 - 1.1.2. Composición química
 - 1.1.3. Crecimiento de la pared celular
 - 1.2. Subsistema diferenciado
 - 1.2.1. Membranas
 - 1.2.2. Estructura y composición
 - 1.2.3. Propiedades de las membranas celulares
 - 1.3. Subsistema diferenciado discontinuo (orgánulos)
 - 1.4. Protoplasto
 - 1.4.1. Subsistema indiferenciado. Hialoplasma

1. LA CELULA VEGETAL

Las células son las unidades estructurales y funcionales de la vida. Si se recorre la escala biológica se encontrarán seres constituidos por una sólo célula (organismos unicelulares) o por un gran número de ellas (organismos pluricelulares), integrados funcional y morfológicamente.

El avance producido en las técnicas citológicas y el gran poder de resolución del microscopio electrónico, han permitido conocer en detalle las distintas estructuras, y el bioquimismo ha hecho su aporte en cuanto a la función. En la actualidad se considera que forma y función están íntimamente relacionadas.

La célula, tal cual se la conoce hasta el presente, es un sistema complejo formado por diferentes moléculas -o agrupamiento de moléculas- que interaccionan de manera armónica y le confieren las propiedades características de la vida: crecimiento, reproducción, movimiento, etc. En este sistema por lo tanto, los componentes no funcionan de modo independiente, sino integrados y regulados por mecanismos especiales. El hecho de que algunas partes de la célula puedan realizar ciertas funciones fuera de ella, no indica que sean independientes de los demás componentes, ni que se les pueda atribuir vida por separado.

A mediados de este siglo, las observaciones con el microscopio electrónico permitieron diferenciar dos tipos de células. En los seres más evolucionados (animales, plantas superiores, hongos, musgos y la mayor parte de las algas), la unidad de estructura es una célula denominada eucariótica, que difiere en muchos aspectos de la célula procariótica de los organismos menos evolucionados (cianófitas, bacterias).

Organización de una célula eucariótica

Toda célula vegetal eucariota está constituida por una pared celular más o menos rígida y un protoplasto. La ausencia de esta pared en numerosos organismos y el cultivo experimental de protoplastos aislados de plantas superiores, demuestran que éstos constituyen la parte fundamental de la célula.

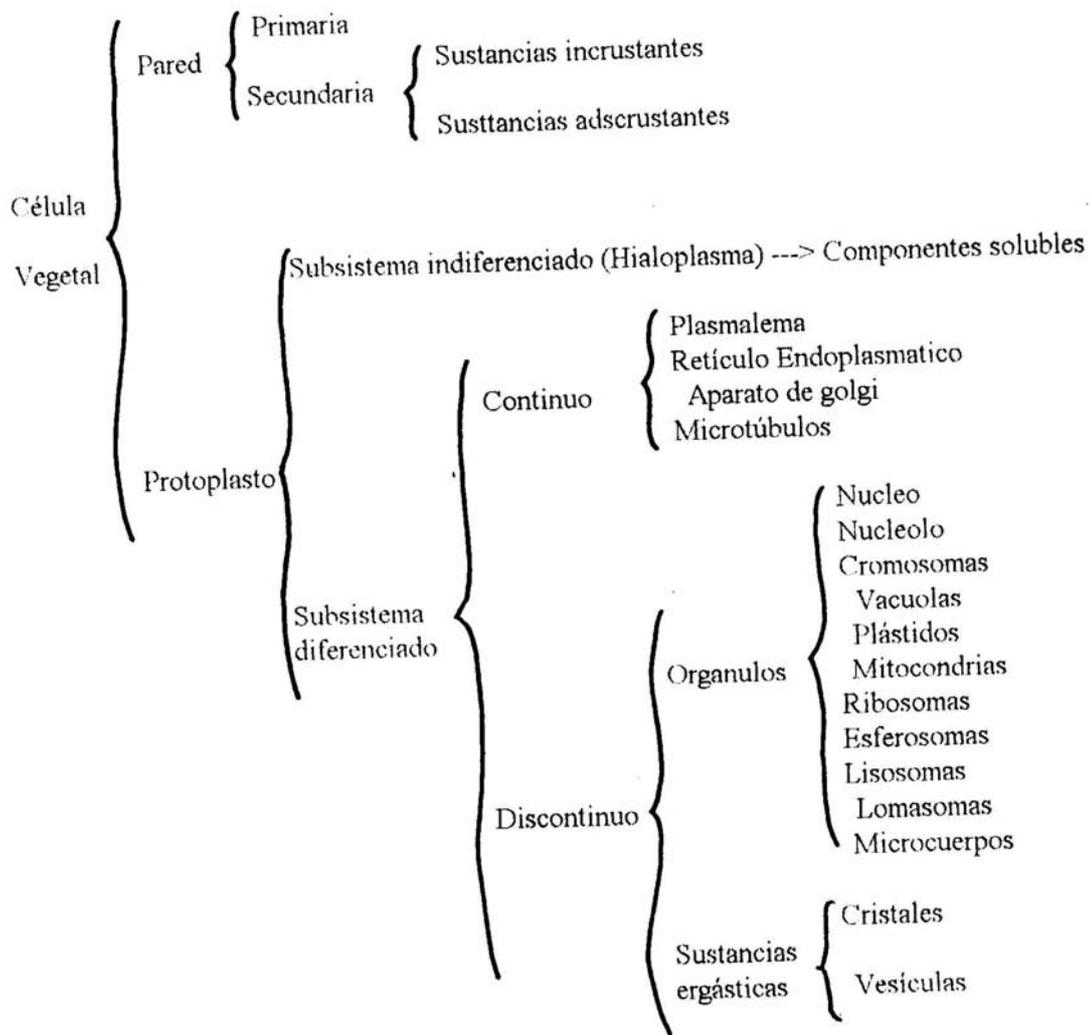
El protoplasto considerado como un sistema, comprende un subsistema indiferenciado formado por una masa coloidal, viscosa y elástica llamada *hialoplasma*, en el cual se halla inmerso un subsistema diferenciado constituido por estructuras continuas (membranosas, laminares) y discontinuas (corpúsculares o informes). Estas últimas se denominan *orgánulos* (cloroplastos, mitocondrias, vacuola, etc).

Al margen de estos dos subsistemas, algunas células contienen acumulaciones de ciertas sustancias insolubles, resultantes del metabolismo celular, que no toman más parte activa en él o que, por el contrario, permanecen en forma transitoria y desaparecen por utilización en los procesos de síntesis. Estas inclusiones se denominan ergásticas y comprenden vesículas de lípidos, cristales de oxalato de calcio, etc..

El límite externo del protoplasto lo constituye la membrana, denominada *plasmalema*, de gran importancia en las relaciones entre la célula y el medio que la rodea.

La estructura de la célula tipo no es de manera alguna estática, sino por el contrario, dinámica. Con el microscopio de contrastes de fases se pueden observar cambios rápidos en la configuración del contorno celular y en la posición de las membranas y orgánulos, que se desplazan con un movimiento llamado cicloosis.

Cuadro 1. Partes de una célula vegetal (Según Sivori, et. al. 1980)



1.1. PARED CELULAR

1.1.1. Constitución y Estructura

La *pared celular* en las células vegetales es un carácter que las diferencia de las células animales. Es posible distinguir distintos tipos de células en los vegetales superiores por la estructura de sus paredes, manifestando así la estrecha relación que existe entre la estructura de la pared y la función de la célula a la cual pertenece esa pared.

Es una envoltura semielástica que le otorga a la célula cierta rigidez e impide que la fuerza que ejerce el protoplasto al aumentar la turgencia, desgare la membrana plasmática. Proporciona un exoesqueleto a la célula y aunque aparenta ser una estructura inerte, la presencia de enzimas, demuestra que es un sitio metabólicamente activo. Facilita el intercambio de gases y soluciones con el exterior permitiendo así el crecimiento y diferenciación de la célula.

Está constituida por polisacáridos (largas cadenas de azúcares enlazados mediante enlaces glucosídicos) que forman una red de microfibrillas inmersas en un hidrogel amorfo llamado matriz. Su formación es el resultado de un proceso de secreción de la célula.

En una célula bien desarrollada (madura), podemos distinguir tres componentes estructurales: laminilla media, pared celular primaria y pared celular secundaria.

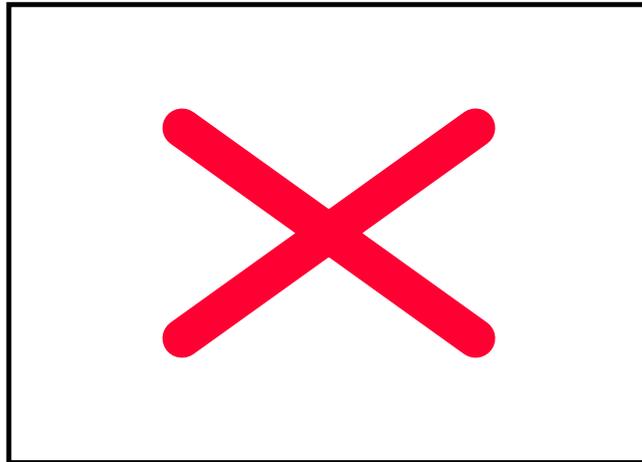


Fig. 1: Estructura de la pared celular. y de una punteadura bilateral (según Barceló Coll y col., 1992).

La *laminilla media* es el cemento que une las paredes celulares entre sí. Comienza a formarse en la célula en división, durante la telofase, a partir del fragmoplasto, sobre el cual se depositan vesículas, recubiertas de membrana, derivadas del aparato de Golgi. Estas coalescen entre sí y forman un tabique semisólido que crece hacia la periferia. Nuevas vesículas se depositan después de la mitosis, sobre toda la pared vieja, aumentando la extensión y espesor, hasta que las células alcanzan el tamaño de la célula madre. Es decir que la *pared primaria* se adosa internamente a la laminilla media. Durante el tiempo en que la célula va aumentando de tamaño, la pared primaria se mantiene relativamente fina y extensible, espesándose y haciéndose rígida sólo a partir del momento en que ha terminado el crecimiento en tamaño de la célula. Inicialmente la pared primaria y la laminilla media están constituidas por dos tipos de polisacáridos sustancias pécticas y hemicelulosas, éstas últimas en mayor proporción que las primeras dan plasticidad a la pared. Las proporciones de cada una varían con el tipo de célula. Posteriormente se deposita un tercer polisacárido, la celulosa, en forma de fibrillas, que le confieren resistencia a la estructura, sin perder las propiedades de elasticidad.

La *pared secundaria* se extiende sobre el protoplasto celular en la superficie interna de la pared primaria. Se empieza a formar a medida que la célula va madurando. La pared celular se espesa debido a las capas de celulosa que se van superponiendo desde y hacia el interior por la actividad del citoplasma. La pared se va haciendo progresivamente menos extensible y al final pierde prácticamente su plasticidad. Su constituyente principal es la celulosa, que en muchos casos se encuentra prácticamente pura. En la fibra de algodón más del 90 % del peso seco es celulosa pura. Obviamente la pared secundaria impide el crecimiento posterior de la célula. Es difícil distinguirla, por su estructura, de la pared primaria, ya que no existe división entre ambas. Se dice entonces que la pared primaria es aquella que permite el aumento del área de la célula (plasticidad). La pared secundaria puede contener *sustancias incrustantes* en su matriz como: lignina, mucílagos, taninos, carbonatos de calcio, etc.; como también se pueden acumular *sustancias adscrustantes* tanto en la cara interna (suberina, calosa) como externa (cutinas, ceras, aceites).

Los *poros* se forman en zonas donde no se deposita pared secundaria sobre un campo de poros primarios; es decir que hay sólo laminilla media y una fina pared primaria. Constan de una cavidad y una membrana de cierre. Pueden ser simples o areolados. Generalmente a cada poro le corresponde otro opuesto en la célula adyacente, siendo la membrana de cierre común a ambos (ver Figura 1)

1.1.2. Composición Química

Los **polisacáridos** son los compuestos más abundantes en todas las paredes celulares vegetales. Están formados por azúcares enlazados unos con otros mediante *enlaces glucosídicos*, formando de esta manera largas cadenas. Hasta el momento se han encontrado 12 azúcares en su constitución (D-glucosa, D-galactosa, D-manosa, L-fucosa, L-arabinosa, D-xilosa, D-apiosa, L ramnosa, Acido D-galacturónico, Ac. D-glucurónico, Ac. L-acérico y Ac. 3 desoxi-D-mano-octulosónico -KDO-). Además de los polisacáridos las paredes contienen **proteínas**, **lípidos**, **minerales** y **lignina** en los últimos estadios de desarrollo. En los órganos aéreos las paredes celulares suelen encontrarse recubiertas de ceras, cutinas y suberinas. Las células epidérmicas expuestas a la atmósfera, presentan una estructura de poros diminutos llamados *ectodesmos*, llenos de una sustancia fuertemente reductora y cubiertos por la cutícula. Su cantidad varía durante el día, y a través de ellos se comunica el protoplasto con el medio externo, posibilitando así la entrada de sustancias depositadas sobre las hojas: fertilizantes, reguladores de crecimiento, herbicidas, etc.

Celulosa

Es el componente más abundante de los vegetales. Está formada por unas cadenas lineales de glucosa enlazadas por uniones B 1-4. Es una sustancia relativamente inerte, que sólo puede quedar degradada después de un tratamiento enérgico con reactivos químicos.

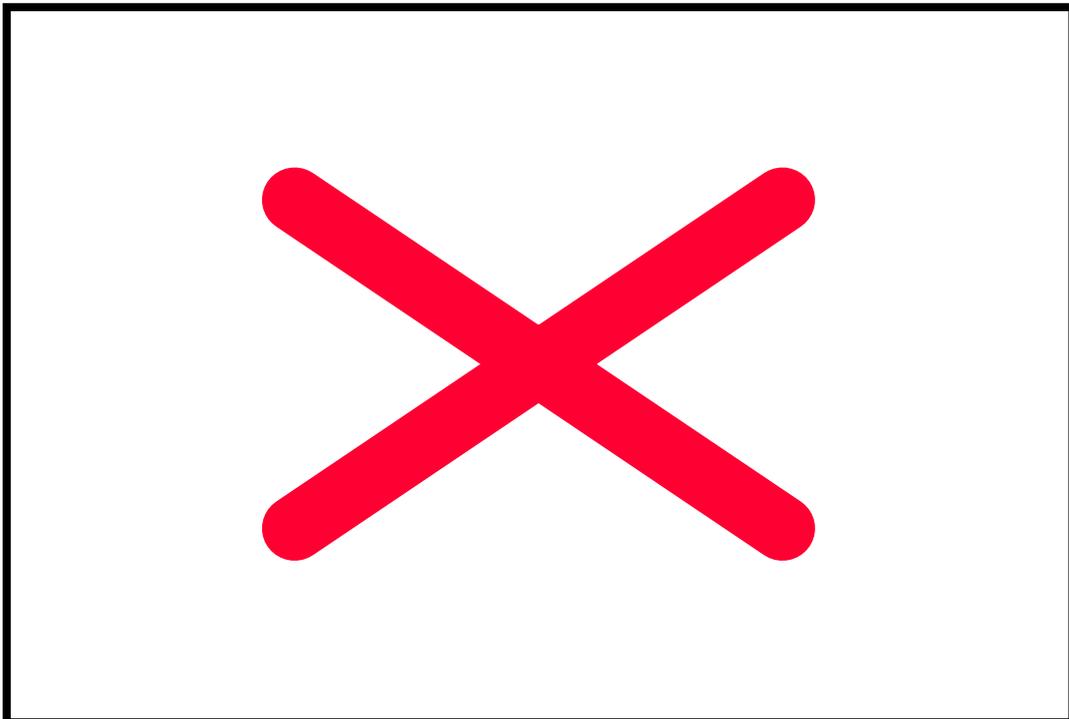


Figura 2. Estructura química de la celulosa y distribución de enlaces de hidrógeno (según Macarulla y Goñi, 1978).

La *celulasa*, una enzima segregada por microorganismos presentes en el intestino de los herbívoros, es capaz de degradarla hasta glucosa. Es insoluble en agua. Una fibrilla elemental está formada por unas 32 cadenas de celulosa; 20 fibrillas elementales forman una *microfibrilla* -que es como se encuentra la celulosa en las paredes primarias-; 250 microfibrillas forman una fibrilla, y por último unas 1500 fibrillas forman una fibra de celulosa.

Esta estructura se mantiene gracias a los puentes de hidrógenos intramoleculares que se establecen (Fig. 2). Considerados individualmente los puentes de hidrógeno son enlaces débiles, pero la gran cantidad que hay entre las cadenas de glucosa que componen la fibra le proporcionan una unión muy fuerte, siendo los responsables primarios de la rigidez de la pared celular.

Hemicelulosas

Son compuestos aún mal definidos que aparecen en las paredes celulares en forma amorfa o paracristalina. Las clases más frecuentes de hemicelulosas son: xilanos, arabinoxilanos, galactomananos, glucuroarabinoxilanos, glucomanos y xiloglucanos.

Entre los polisacáridos hemicelulósicos presentes en las paredes celulares se pueden detectar, el *glucano mixto* y el *xiloglucano*. El glucano mixto es un polisacárido formado por restos D-glucopiranosilos unidos por enlace \square 1-3 (30 %) y \square 1-4 (70 %). Es un componente característico de paredes celulares de gramíneas. Su importancia fisiológica se basa en su rápida disminución, tanto en el crecimiento natural como en el inducido por auxinas, así como su condición de sustrato en el proceso autolítico de monocotiledóneas.

Por otra parte el xiloglucano es el polisacárido hemicelulósico más importante en paredes celulares primarias de dicotiledóneas, constituyendo entre el 20-25 % del peso seco, mientras que en monocotiledóneas constituye sólo el 2-5 %.

Las funciones del xiloglucano en la pared celular son fundamentalmente tres: a) almacén de sustancias de reservas. En algunas plantas (*Tropaeolum*), sus semillas almacenan xiloglucanos que son hidrolizados a monosacáridos durante la germinación. b) Función reguladora: su hidrólisis produce fragmentos oligosacáridicos que presentan actividad biológica. c) Función estructural y de control de la expansión celular.

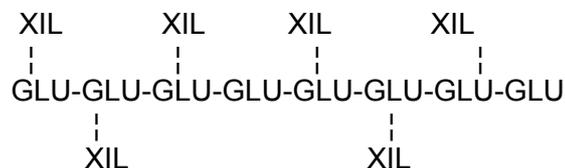


Fig. 3. Estructura del xiloglucano de dicotiledóneas.

Sustancias Pécicas

Se han observado en las plantas tres tipos de sustancias pécticas: *ácido péctico*, *pectinas* y *protopectinas*. Son abundantes en la laminilla media, generalmente en forma de sales cálcicas o magnésicas del ácido péctico. Las pectinas son polisacáridos ricos en ácido D-galacturónico que forman una cadena lineal altamente ramificada. Los principales polisacáridos pécticos son: homogalacturonano, ramnogalacturonano I y II y arabinogalactano. El homogalacturonano está formado por restos del ácido D-galacturónico unidos por enlace \square 1-4; **se excreta a la pared celular con la mayoría de los grupos** urónicos esterificados con grupos metilo. Forma geles rígidos e insolubles en presencia de calcio.

Proteínas

Las *proteínas* constituyen aproximadamente un 10 % del peso seco de las paredes celulares primarias,. En todos los péptidos aislados de esta proteína estructural aparece siempre la secuencia serina-(hidroxiprolina)₄. Dada la importancia que se le atribuyó a esta proteína en el crecimiento celular se la denominó "*extensina*". La extensina representa una

familia de glicoproteínas codificadas por una multifamilia de genes que se transcriben de forma diferencial ante determinadas señales como heridas o presencia de etileno. Está formada por un 33-42 % de *hidroxiprolina* y otros 5 aminoácidos: *serina*, *tirosina*, *lisina*, *histidina* y *valina*. Entre los 6 aminoácidos constituyen el 95 % de este componente proteico. Una característica de esta proteína es su insolubilidad en los solventes convencionales de proteínas, pero es soluble en hipoclorito de sodio suavemente acidificado. Esta proteína podría desempeñar dos funciones biológicas: control de la extensión celular y resistencia a patógenos invasores. La extensina, puede hacer que la pared celular sea indigerible por los patógenos, ya que es muy resistente a proteasas. Además de esta proteína estructural, existen otras de tipo enzimático que pueden modificar las macromoléculas de la pared y por lo tanto es muy probable que tengan un papel importante en los procesos de crecimiento celular.

Lignina

Es uno de los constituyentes, *de naturaleza no polisacáridica*, más abundantes de la pared secundaria. Su presencia otorga mayor resistencia a la compresión. Es un polímero de los alcoholes coniferílico, sinapílico y cumarílico, formando una red compleja de moléculas unidas entre sí por grupos difenólicos. La lignificación avanza desde la laminilla media hacia la plasmalema. Una pared lignificada contiene: 50 % de celulosa, 20-30 % de lignina y 20-30 % de residuos de la matriz original, agua de hidratación y en algunos tejidos otras incrustaciones.

Otros compuestos

Suberinas y cutinas

Se llaman *sustancias adscrustantes* e incluyen también las ceras y calosa; se depositan sobre la superficie de la pared. Las *suberinas* y *cutinas* son polímeros insolubles de ácidos hidrocarboxílicos que poseen numerosos grupos esterificables. Se distinguen entre sí según su resistencia a la saponificación. La suberina se deposita en las células de ciertos tejidos, peridermis, endodermis, exodermis, zonas de abscisión, tejidos dañados, etc. Se incorpora por aposición a la cara interna de la pared. Cuando se completa la suberificación, la célula muere, ya que es muy impermeable al agua (evita desecación de tejidos en zonas dañadas).

La cutina se deposita en la superficie externa de la pared primaria de la mayoría de los tejidos expuestos al aire. Es secretada por el protoplasto como material semisólido que atraviesa la pared y se endurece en contacto con el oxígeno.

Ceras

Las *ceras* están formadas por una mezcla de ésteres de ácidos alifáticos, de alcoholes y cetonas. Su función al similar a la de la cutina y la suberina, formar una especie de cubierta hidrófoba sobre la superficie de las plantas, protegiéndolas contra lesiones mecánicas, pérdida excesiva de agua e invasiones de patógenos.

Ciertas sustancias minerales, como la *sílice* y *el carbonato cálcico*, pueden formar parte también de las paredes celulares. La sílice es un componente común de las paredes de las gramíneas y los equisetos.

Calosa

Es una sustancia membranosa que se deposita en la superficie interna de ciertas células: tubos cribosos, tubos polínicos, etc. Es un poliglucano insoluble en agua.

1.1.3. Crecimiento de la pared celular

El ordenamiento de los compuestos de la pared primaria ha sido conocido por estudios con difracción de rayos X, microscopía electrónica y polarizada. Estos revelan que hay empaquetamientos de cadenas de celulosa a lo largo de un eje formando las microfibrillas. Estas se orientan como una red compleja. El ordenamiento de la pared está relacionado con la forma final de la célula. Muchas de las que se alargan, al comienzo tienen las microfibrillas transversales al eje longitudinal; a medida que la célula crece se produce un deslizamiento que las reordena, en dirección paralela al eje intercalándose nuevas microfibrillas por *intususcepción*. Al mismo tiempo se producen deposiciones transversales en la parte interna de la célula (*aposición*).

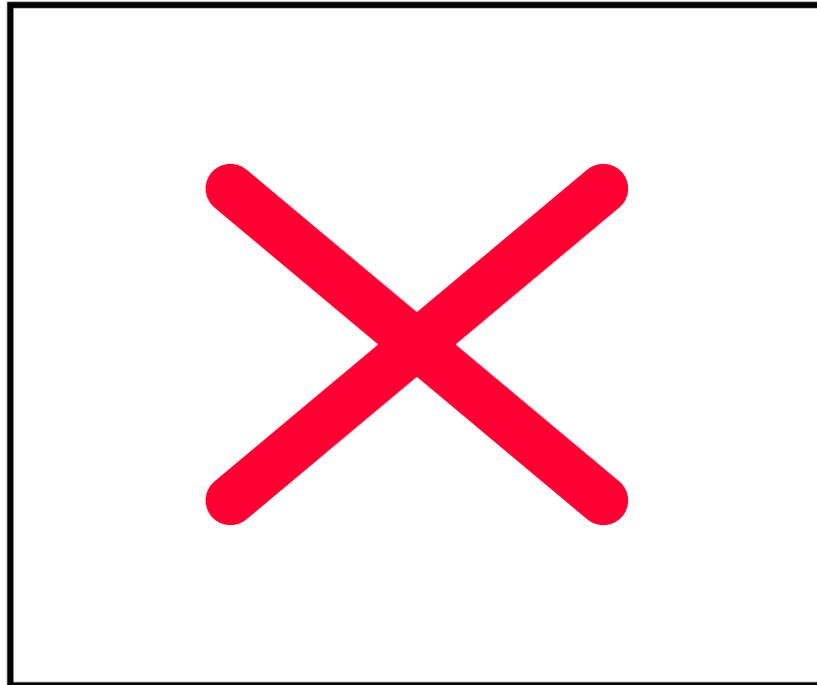


Figura 4: Esquema de componentes de la pared celular. Microfibrillas de celulosa y componentes de la matriz (pectinas, hemicelulosas y glicoproteínas) interconectadas (según Raven y col. 1991).

En zonas localizadas de la pared primaria, la densidad de microfibrillas es menor, son los "*campos de puntuaciones*", que al formarse la pared secundaria, no se cubren con celulosa, dando paso a las puntuaciones (Fig.1) por donde se interconectan las células por medio de *plasmodesmos*. Los plasmodesmos son delgados hilos de citoplasma que atraviesan las paredes, cuyo número varía entre 1000 y 100.000, de célula a célula. Su formación se inicia junto con la de la pared primaria. La existencia de plasmodesmos determina un continuo de protoplasma (*simplasma*), por el cual se realiza el traslado de sustancias y de estímulos, siendo la única vía de pasaje entre células con pared secundaria. En células con pared primaria delgada, el pasaje se realiza a través de la pared, fundamentalmente. Se dice que las paredes primarias presentan una ultraestructura dispersa, es decir que las microfibrillas no presentan una orientación definida y no están fuertemente empaquetadas.

En las paredes secundarias, debido a la gran cantidad de celulosa depositada, sólo es posible un fuerte empaquetamiento de las fibrillas. Tal empaquetamiento paralelo puede presentar tres formas de orientación con respecto al eje celular: fibroso, helicoidal y anular (paralelo, helicoidal o formando ángulos rectos, respecto al eje longitudinal de la célula). El número de capas puede variar entre 3 y 6, según las especies.

1.2. Subsistema diferenciado.

1.2.1. Membranas

Todas las propiedades de las células vivas dependen en algún grado de sus membranas. Todo protoplasma está rodeado por una membrana que lo separa de su ambiente y lo capacita para controlar selectivamente la entrada y salida de sustancias. Asimismo todos los orgánulos (mitocondrias, complejo de Golgi, etc) están formados de o circundados por membranas o partes de membranas. La membrana que envuelve al citoplasma se llama: *plasmalema* y la que rodea a la vacuola se llama *tonoplasto*, ambas poseen una sola unidad de membrana (algunos orgánulos tienen doble unidad de membrana: núcleo, cloroplastos, mitocondrias). Esta compartimentalización celular es una manera de regular el metabolismo, carácter propio de los organismos más evolucionados.

1.2.2. Estructura y composición

El modelo de estructura de membrana más ampliamente aceptado hoy en día es el **modelo de mosaico fluido**. Como se puede observar en la Figura 5, la membrana está compuesta por una doble capa lipídica en la cual están embebidas proteínas globulares. Estas proteínas denominadas proteínas integrales, a menudo se extienden a través de la doble capa sobresaliendo a cada lado. La porción proteica incluida en la bicapa es hidrófoba, mientras que la expuesta al exterior es hidrófila.

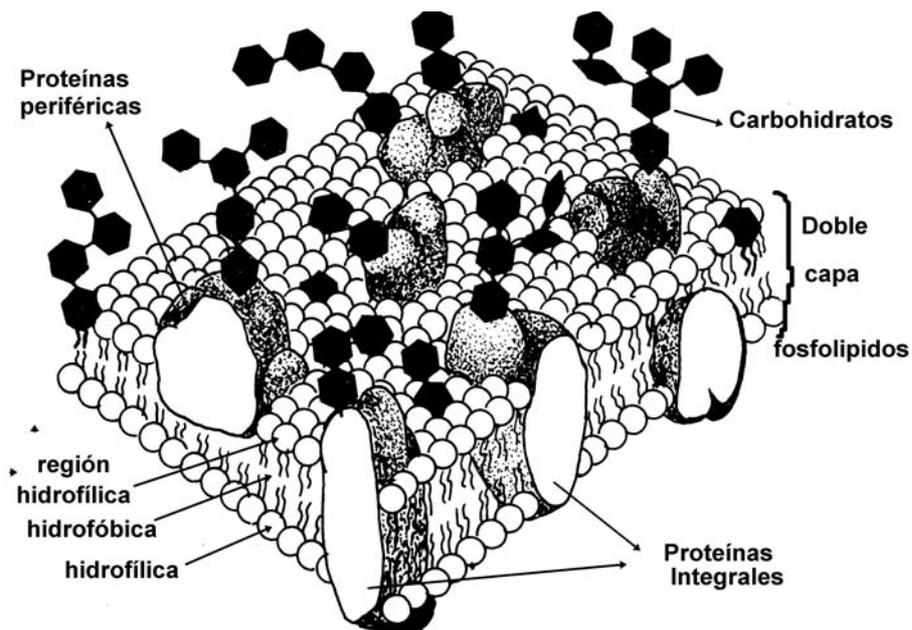


Figura 5. Modelo de mosaico fluido de la estructura de una membrana (según Raven y col. 1991).

Las dos superficies de la membrana difieren considerablemente en su composición química. Hay dos grandes tipos de lípidos en la membrana citoplasmática de las células vegetales: los *fosfolípidos* (más abundantes) y los *esteroles*. En la doble capa de la membrana hay concentraciones distintas de cada uno de estos lípidos. Además, las *proteínas integrales* poseen orientaciones definidas dentro de la doble capa, y las porciones que sobresalen a cada lado difieren tanto en su composición de aminoácidos como en su estructura terciaria. En la superficie interna de la membrana se adosan *proteínas periféricas*, a algunas proteínas integrales que sobresalen de la doble capa. En la superficie externa, *pequeñas cadenas de hidratos de carbono* se unen a las proteínas que sobresalen. Los hidratos de carbono, que forman una cubierta en la superficie externa de las membranas de

algunas células eucariotas, se cree que tienen una importante función en los procesos de adhesión entre células y en las transformaciones que se realizan en la superficie celular.

Aunque la doble capa lipídica constituye la estructura básica de las membranas celulares, las proteínas son las responsables de la mayoría de sus funciones. La mayoría de las membranas están compuestas por un 40 a un 50 por ciento de lípidos (en peso) y de un 50 a un 60 por ciento de proteínas, aunque la cantidad y tipos de proteína de una membrana varía notablemente en células de distintos tejidos y en diferentes organelas de una misma célula, ya que son fiel reflejo de su función. Algunas de las proteínas son enzimas que regulan las reacciones asociadas a la membrana, mientras que otras sirven de medio de transporte para la entrada o salida de ciertas moléculas de la célula. Además, otras actúan como receptores y traductores de ciertas señales químicas del entorno celular. Aunque algunas de las proteínas parecen ancladas, flotan más o menos libremente en la bicapa; dichas proteínas y las moléculas lipídicas pueden moverse lateralmente dentro de la doble capa, formando varios modelos o mosaicos, que varían continuamente de lugar.

Lo expuesto indica que la membrana plasmática de la mayoría de las células debe considerarse una **estructura dinámica**, cuya conformación le permite desempeñar una serie de *funciones* como: *recibir y transmitir señales químicas (posee receptores a los cuales se unen específicamente hormonas, factores de crecimiento y otros mensajeros químicos), participa activamente en procesos de incorporación a la célula o secreción al exterior de macromoléculas y partículas (endocitosis y exocitosis) o líquidas (picnocitosis), recibir y transmitir las indicaciones para el cese de la reproducción y del crecimiento, además de establecer los límites físicos de la célula, resguardar el contenido citoplasmático y facilitar la adhesión a otras células y estructuras.*

1.2.3. Propiedades de las membranas celulares

Las membranas son elásticas y extensibles, pero su propiedad más importante desde el punto de vista funcional, es la permeabilidad, que es la intensidad con que las sustancias pasan a través de ellas.

Las membranas celulares poseen **semipermeabilidad selectiva**: ya que permiten el pasaje del solvente y también de solutos en solución verdadera, pero no en solución coloidal. Esto se refleja en el rápido movimiento del agua a través de ellas, con velocidades menores y variables para los solutos. Debido a esta propiedad las células realizan el intercambio necesario para el metabolismo, permiten el traslado entre distintos tejidos y por otro lado se aseguran cierto aislamiento con el medio, indispensable para la retención de solutos, mantenimiento de la tensión de succión, de un pH más o menos constante, etc.. La entrada o salida del agua a las células se cumple de acuerdo a las *leyes de difusión y ósmosis*. En el caso de los solutos disueltos, la velocidad de su penetración está determinada en última instancia por las diferencias de concentración de esas sustancias a un lado y otro de la membrana. Pero hay una serie de factores que controlan el grado de permeabilidad de la membrana, para distintos tipos de sustancias, restringiendo o facilitando su pasaje. Estos factores se refieren a las propiedades físicas y químicas de las moléculas y de las membranas, siendo las más importantes: solubilidad en lípidos de la partícula, su tamaño y grado de hidratación, su carga positiva o negativa, la presencia de poros en la membrana, su diámetro y carga o neutralidad.

Las sustancias solubles en lípidos, compuestos no polares, (ej.: hidrocarburos; grupos químicos: metilo, etilo, propilo, etc.), atraviesan la membrana con mayor facilidad, que las poco o no solubles, por disolución en su capa lipídica. Los compuestos polares (agua, aminoácidos, azúcares, iones, etc.) son poco solubles en lípidos y muy solubles en agua (grupos: carboxilo, oxhidrilo, aldehído, amino, etc.) y atraviesan la membrana con mayor dificultad.

La difusión relativa de sustancias de composición química similar es tanto más fácil cuanto menor es el tamaño de la molécula, lo que sugiere el pasaje a través de poros o canales. Por ello, polipéptidos, aminoácidos y proteínas, de gran volumen molecular y baja solubilidad en lípidos, permanecen en general como sustancias de reserva intracelular. También tiene importancia la carga eléctrica, a mayor carga menor velocidad de penetración. Pero las membranas citoplasmáticas, no son barreras pasivas y la permeabilidad no puede explicarse en forma totalmente satisfactoria, en términos de solubilidad, tamaño molecular o carga eléctrica. El movimiento de ciertas sustancias, depende de la actividad celular y se realiza a expensas de la energía de reacciones ocurridas en el citoplasma e incluso en la propia membrana (*transporte activo*).

Existen factores que afectan la permeabilidad de las membranas, en forma irreversible: las altas temperaturas (superiores a 50-55°C), que producen la desnaturalización de las proteínas, las bajas temperaturas (el congelamiento) ó los solventes orgánicos, que disuelven la porción lipídica de las membranas.

1.3. Subsistema diferenciado discontinuo (orgánulos)

Este tema se sugiere revisarlo por el libro Fisiología Vegetal de Sivori (Cap. II, pág. 31-38) y las microfotografías de los orgánulos por la Biología de las plantas, de Raven y Col.

1.4. PROTOPLASTO

1.4.1. Subsistema indiferenciado. Hialoplasma.

Está constituido por una masa homogénea, a la que algunos autores denominan también matriz citoplasmática, en la cual se hallan los demás componentes diferenciados de la célula. A menudo se encuentra reducido a una envoltura de poco espesor situada entre la membrana de la vacuola y la plasmalema. En células jóvenes ocupa un gran volumen. Tiene una viscosidad superior a la del agua, debido a la presencia de sustancias de peso molecular elevado de naturaleza coloidal (proteínas fundamentalmente), y es sumamente elástico. Presenta zonas densas formadas por geles, y otras más fluidas, casi líquidas. Estas áreas sufren cambios rápidos de estado debido al metabolismo, así como de posición causados por el fenómeno de ciclosis. La sustancia base se presenta como un enrejado tridimensional de finas hebras de tres a seis nanómetros de diámetro, llenando toda la célula. Otros componentes citoplasmáticos incluyendo los microtúbulos y los microfilamentos, se hallan suspendidos por este enrejado microtrabecular. El enrejado microtrabecular divide la célula en dos fases, una rica en proteínas (las hebras del enrejado) y otra fluida, rica en agua que llena los espacios del enrejado (Fig. 6). Esto le da una consistencia de gel; su pH es ligeramente ácido (6 a 6,9) y posee un poder buffer elevado. Desde el punto de vista bioquímico contiene enzimas, ARN soluble, alcaloides, isoprenoides, aminoácidos y otros metabolitos de peso molecular reducido. Estos últimos pueden tener su función específica en esta parte de la célula, o ser sustancias de paso, ya que su metabolismo se halla en el citoplasma diferenciado (a nivel de orgánulos).

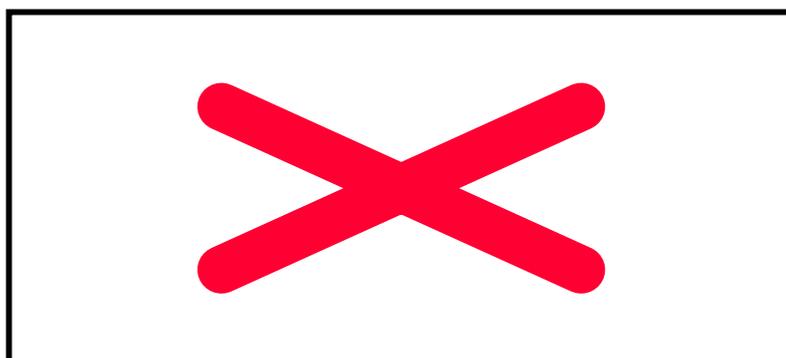


Fig. 6. Modelo del citoesqueleto de una célula. La mayor parte de la red que intercomunica a los otros elementos del citoesqueleto y a los orgánulos consiste en microtrabéculas. Los dos bastones largos que corren longitudinalmente son microtúbulos.

El hialoplasma posee una gran actividad metabólica. Es el sitio donde se produce la primera etapa de degradación de los azúcares (glicólisis), la fermentación alcohólica, el ciclo de las pentosas, la reducción de los sulfatos y nitratos, la síntesis de las coenzimas, etc.

El agua, cuya proporción es importante en todo tejido vegetal, se halla en tres formas:

Agua de constitución o agua ligada: representa el 3-4 % del agua celular. Constituye parte de las macromoléculas (proteínas), es intramolecular y no puede ser separada sin alterar profundamente al organismo.

Agua de imbibición: representa aproximadamente el 20 % del agua celular y es aquella que impregna los coloides hidrofílicos.

Agua libre: es aquella que circula por los intersticios de la materia viva y es donde tienen lugar las reacciones enzimáticas.

Las propiedades de los sistemas vivos son esencialmente debidas a las macromoléculas, y a este nivel se producen las transformaciones químicas y energéticas de los fenómenos vitales. Dentro de la organización estructural molecular de la célula, las proteínas son las sustancias más importantes e indispensables para mantener las actividades vitales, y numerosas funciones biológicas dependen de ellas. El protoplasma está formado en gran parte por macromoléculas asociadas a un exceso de agua, se presenta por lo tanto al estado de solución coloidal.

Una solución coloidal difiere de una solución propiamente dicha y de una suspensión, por el tamaño de las partículas. En la solución verdadera, las partículas poseen un tamaño menor a 0,001 micrones, la solución coloidal entre 0,001 y 0,1 micrones y la suspensión, mayor a 0,1 micrones. En las soluciones coloidales el tamaño de las partículas es bastante mayor que el del medio de dispersión. Un sistema coloidal se caracteriza por la presencia de dos fases: una **dispersa o discontinua** y otra **continua o de dispersión**. Ambas constituyen una dispersión coloidal y reciben el nombre genérico de **SOL**. Cuando el sol pierde el medio de dispersión, se transforma en **GEL**. Los geles son sistemas más viscosos, constituidos por partículas voluminosas embebidas en agua, con la cual muestran una fuerte afinidad. En los geles las partículas están bastante próximas y forman una especie de trama distendida.

Entre las propiedades relacionadas con el tamaño de las partículas podemos mencionar: el enorme área interfacial de los sistemas coloidales y derivado de ello el fenómeno de *adsorción*. La cantidad de sustancia que puede adsorber un cuerpo es tanto más elevada cuanto mayor es su superficie expuesta. Las micelas coloidales tienen la propiedad de condensar en su superficie moléculas o iones libres presentes en el medio, como así también moléculas de agua (fenómeno de *imbibición*).

Todos los corpúsculos del sistema coloidal están cargados eléctricamente, y en presencia de un mismo solvente, la carga eléctrica es común a todos los corpúsculos. Esto constituye un factor de estabilidad para el sistema; a su vez si se trata de partículas hidrofílicas éstas poseen otro factor de estabilidad dado por la hidratación de las micelas. Cuando se neutraliza la carga de las partículas mediante la adición de iones o micelas de cargas opuestas, el movimiento browniano causa la colisión de las micelas y la aglomeración de las partículas individuales en partículas más grandes, que rápidamente sedimentan. Este fenómeno se llama *floculación, precipitación o coagulación*. El punto en que no se registra diferencia de potencial eléctrico entre las dos capas iónicas, se conoce como punto isoeléctrico del sol. Los soles hidrofóbicos floculan en ese punto, en cambio los soles hidrofílicos cuentan con un factor de estabilización adicional, el agua de hidratación, que hace de amortiguador de las partículas en colisión evitando la aglomeración aún cuando las cargas pudieran haber sido neutralizadas (Fig. 7).

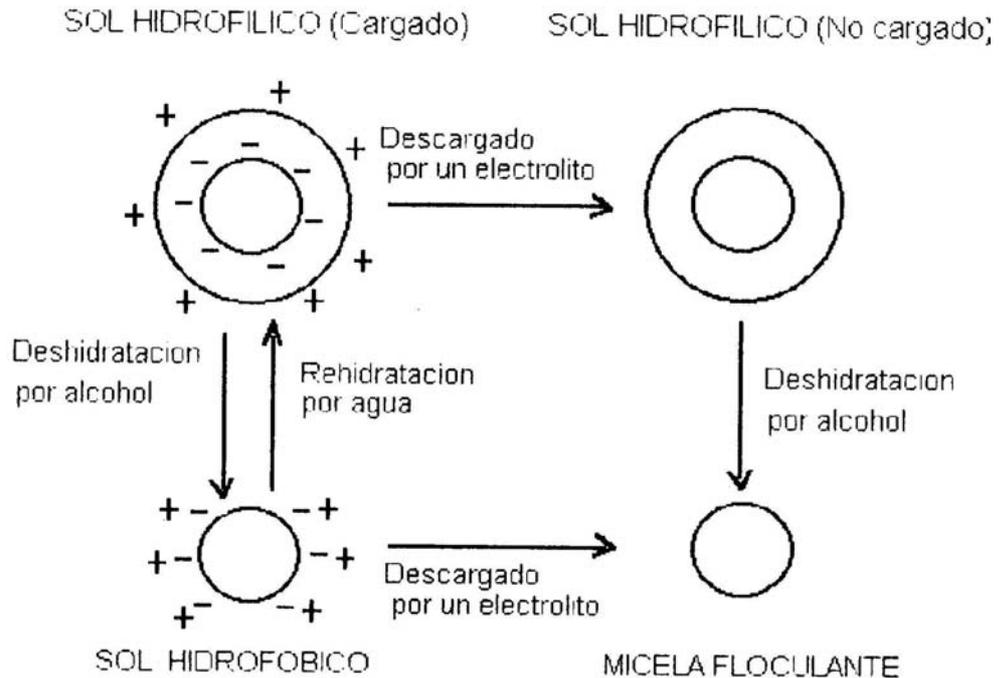


Figura 7. Representación gráfica de la floculación de una micela de un sol hidrofílico

Cuando un sol proteínico es sometido a altas temperaturas u otros agentes como el ultrasonido, rayos ultravioletas, radiaciones ionizantes, ácidos, bases, iones de metales pesados, detergentes, solventes orgánicos, etc., se produce una modificación de la estructura proteínica que provoca cambios físicos, químicos y biológicos. Con estos agentes mencionados se producen rupturas de uniones presentes en estructuras iniciales y la aparición de nuevas uniones, lo que modifica completamente la organización molecular y lleva a la pérdida de la actividad fisiológica. Este fenómeno se conoce como **DESNATURALIZACIÓN DE LAS PROTEÍNAS**, por ejemplo en las proteínas globulares, solubles en agua (histonas, globulinas, albúminas, etc), las cadenas se desenrollan y los grupos hidrofóbicos quedan hacia el exterior, se vuelven insolubles y precipitan. Si la acción es prolongada los cambios son totales e irreversibles y pueden conducir a la diferenciación de una masa retráctil y esponjosa, que se separa de la fase de dispersión (**Coagulación**). Si los cambios producidos no son muy importantes, se puede restituir el estado coloidal original, e incluso reestablecer en algunos casos la actividad fisiológica de las proteínas.

Desde el punto de vista funcional, las proteínas se pueden clasificar en dos grandes grupos: **FUNCIONALES** y **ESTRUCTURALES**. Las primeras están representadas por las enzimas presentes en la matriz citoplasmática y en la de los orgánulos celulares. Las proteínas estructurales como su nombre lo indica, forman parte de alguna estructura celular. Por ejemplo las proteínas de las membranas celulares, algunas histonas presentes en el núcleo, a nivel de cromosomas, y aquellas que constituyen la "trama" del hialoplasma, constituida por largas cadenas polipeptídicas asociadas entre ellas, por grupos laterales, formando una "trama de red".

Dos cadenas polipeptídicas vecinas pueden unirse entre ellas por: a) Fuerzas de Van der Waals; b) Puentes hidrógeno; c) Uniones salinas o de valencia heteropolar con formación de sales o ésteres; d) Uniones de valencias monopolares, por la eliminación de moléculas de agua (ej: uniones éter-óxido, unión peptídica, unión glucosídica) (ver Fig. 8). Los grupos laterales pueden también reaccionar con sustancias presentes en la malla de red, como: agua, iones, fosfolípidos, u otras proteínas globulares. La unión de esa trama con

la fase líquida se establece con los grupos hidrófilos (por ej.: COOH, C=O, C=OH y OH). Los fosfolípidos permiten la unión de grupos hidrofílicos e hidrofóbicos.

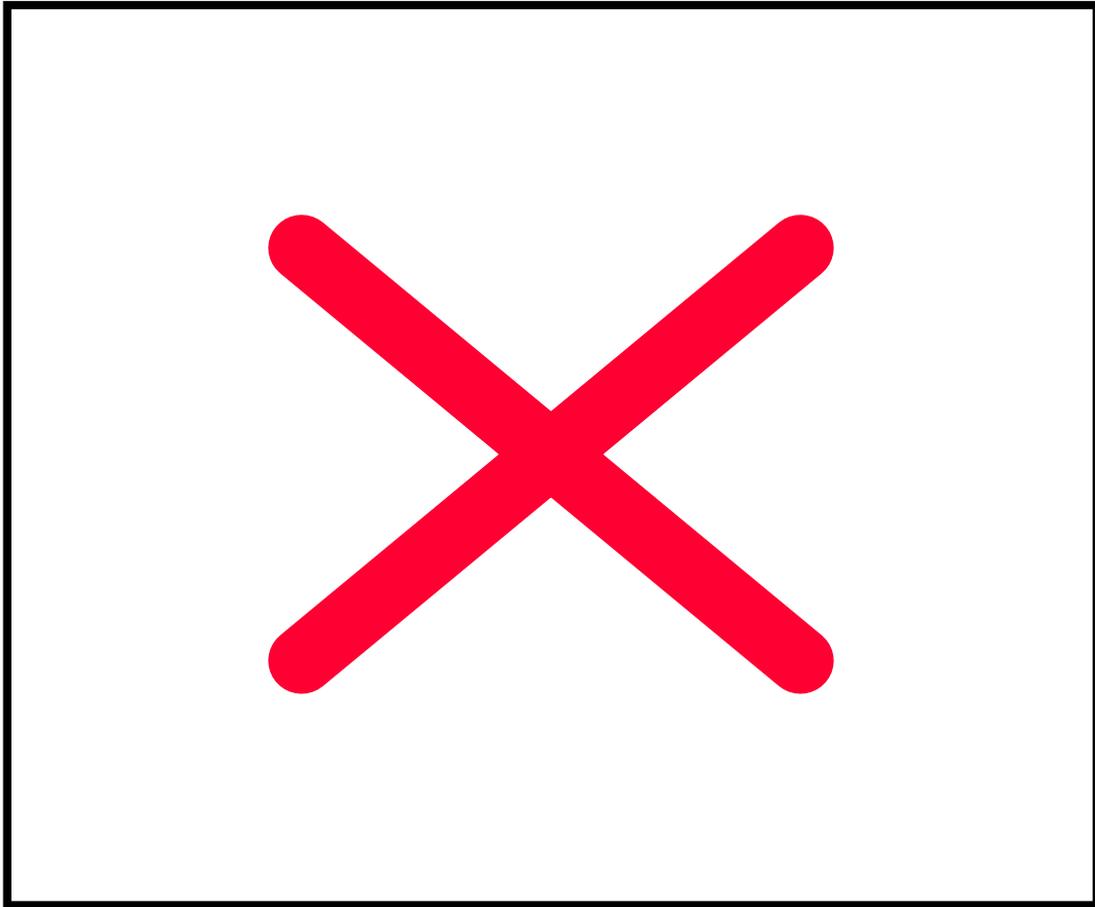


Figura 8. Esquema de la estructura molecular del hialoplasma (Frey y Wyssling, 1953)

Las uniones mencionadas entre las cadenas polipeptídicas, aparecen y desaparecen constantemente modificando la reactividad del citoplasma. Una gran adsorción de agua de los grupos hidrófilos, produce el hinchamiento del citoplasma, la ruptura de los puentes disulfuro con la formación de radicales SH, lo que favorece el alargamiento de la cadena. Contrariamente la presencia de cierta concentración de sales, puede provocar la contracción de la malla, por la separación o eliminación del agua de constitución y las cadenas pueden replegarse o enrollarse en forma similar a una estructura globular

En las últimas décadas, con el advenimiento de la microscopía electrónica y en particular la de alto voltaje, que produce un haz de electrones más penetrante, se pudo escudriñar el interior de la célula, permitiendo utilizar cortes de mayor grosor, e inclusive células enteras, en algunos casos. La consiguiente visualización tridimensional del interior de la célula, ha revelado interconexiones insospechadas entre las estructuras proteicas filamentosas del interior del citoplasma. Estas estructuras forman un citoesqueleto interno que mantiene la forma de la célula, fija sus orgánulos y dirige su "tránsito".

Si bien el citoesqueleto confiere a la célula una estructura tridimensional muy ordenada, no es rígido ni permanente, sino que se trata de una armazón dinámica, que se modifica y se desplaza de acuerdo con las actividades de la célula.

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

- BARCELO COLL, R.; NICOLAS RODRIGO, G.; SABATER GARCIA, B. y R. SANCHEZ TAMES. 1992. Fisiología Vegetal. Ed. Pirámide, Madrid. 662 p.
- BLANCO, A. 2000. Química Biológica. 7ª. Ed., Buenos Aires, El Atenero 605 p.
- CASTRO, R.J.; HANDEL, M.; RIVOLTA, G.B. 1994. Actualizaciones en biología. 13ª Ed., Buenos Aires, EUDEBA, 272 p.
- CORDOBA, C.V. (Coordinador). 1979. Biología celular y molecular. H. Blume. España. 476 p.
- CURTIS, H. 1985. Biología. Ed. Panamericana.
- DEVLIN, R.M. 1980. Fisiología Vegetal. Ed. Omega, Barcelona, 517 p..
- MACARULLA, J. Y F. GOÑI. 1978. Biomoléculas. Ed. Reverté S.A. 179 p.
- PILET, E. 1968. La célula. Estructura y función. Toray-Masson, Barcelona, 379 p..
- RAVEN, P.; EVERT, R. y EICHHORN, S. 1991. Biología de las plantas. Reverté S.A. Tomo I (369 p.) y II (402 p.).
- RITCHER, G. 1972. Fisiología del metabolismo de las plantas. CECSA. México 417 p.
- SIVORI, E.M.; MONTALDI, E.R. y O.H. CASSO. 1980. Fisiología Vegetal. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, 681 p.
- TAIZ, L. Y E. ZEIGER. 1998. Plant Physiology. Sinauer Associates, Inc., Publishers (2nd. Edition). Sunderland, Massachusetts. 792 p. (*)